植 物 分 类 与 资 源 学 报 2011，33 (2)：201 ~ 208
Plant Diversity and Resources DOI：10.3724/SP.J.1143.2011.10183

转座子插入宿主基因在稻属中的分布式样及其适应意义的初探*

樊亚宇[1,2]，高立志[1**]
(1 中国科学院昆明植物研究所植物种质资源与基因组学研究中心，云南 昆明 650204；
2 中国科学院研究生院，北京 100049)

摘要：转座子在各类真核生物基因组中都占有很高的比例，它们对宿主基因组特别是关联的基因在结构、功能和进化上都起着重要的作用。基于生物信息学分析，本研究选择了水稻基因组中 2 个被转座子插入的宿主基因，通过 PCR 扩增和琼脂糖凝胶电泳分析，获得了转座子在稻属 16 个代表物种 94 份材料中的插入式样。结果表明，这 2 个转座子在稻属中的分布式样与插入时间不同，基因 *LOC_Os02g26349* 中的转座子在 AA-基因组的物种中全部存在，基因 *LOC_Os02g45130* 中的转座子则插入稻属 AA-基因组的部分物种中，与 AA-基因组的物种的系统发育关系相吻合。转座子在宿主基因组中不同的分布与保留式样以及插入后已经固定在不同地理来源的群体中，暗示了它们在物种进化过程中对宿主基因可能存在适应性意义。

关键词：转座子；稻属；AA-基因组；插入
中图分类号：Q 78 **文献标识码**：A **文章编号**：2095-0845(2011)02-201-08

A Preliminary Study on Patterns of TE-gene Associations in *Oryza* (Poaceae) and Adaptive Significance

FAN Ya-Yu[1,2], GAO Li-Zhi[1**]
(1 *Plant Germplasm and Genomics Center*, *Kunming Institute of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204, China; 2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China)

Abstract: Transposable elements (TEs) have been found to be significant fractions of eukaryotic genomes. Moreover, they make great contributions to the structure, function and evolution of host genomes and associated genes in particular. Starting from bioinformatics searches, this study investigated the distribution of two TE-gene associations in 94 strains belonging to 16 *Oryza* species through PCR and agarose gel electrophoresis. We found that TE-insertions in the gene *LOC_Os02g26349* distributed in AA-genome species while TE inserted into the gene *LOC_Os02g45130* in part of AA-genome species. The result is obviously in agreement with the phylogeny of AA-genome species. The observed patterns of TE-gene associations in *Oryza* species and the fixation of TE-insertions within populations of different geographic origins together imply adaptive significance of TEs in the evolution of their host genes and genomes.

Key words: Transposable element; *Oryza*; AA-genome group; Insertion

转座子（transposable elements 或 transposons）是一类可以移动的 DNA 片段，它们可以通过自我复制或自我剪切的方式插入到新的位点（Kidwell 和 Lisch，1997）。根据转座子转座机制的不

* 基金项目：中国科学院引进国外杰出人才计划（CAS），云南省引进高端人才项目（20080A009），中国科学院知识创新工程方向性重点项目（KSCX2-YW-N-029），国家“973”重大项目子专题（973 Program 2007CB815703）及中国科学院昆明植物研究所人才引进启动项目（to L. Z. GAO）
** 通讯作者：Author for correspondence；E-mail：lgao@mail.kib.ac.cn；Tel/Fax：+86-871-5223277
收稿日期：2010-10-24，2011-01-05 接受发表
作者简介：樊亚宇（1984-）男，在读硕士研究生，主要从事植物基因组学研究。

同，可以将转座子分为第一类转座子（class 1，反转座子）和第二类转座子（class 2，DNA 转座子）。反转座子主要是由 RNA 介导，通过“复制-粘贴”的方式插入到新的位点（Kumar 和 Bennetzen，1999）；DNA 转座子则是通过“剪切-粘贴”的方式实现这一过程的（Kazazian，2004）。初期的研究认为，转座子是一类“自私”的“垃圾”DNA，它对宿主基因组没有什么实质贡献，只是通过不断地繁殖来增加自己的拷贝数（Kidwell 和 Lisch，2001）。随着对转座子研究的深入发现，转座子已经摆脱了“垃圾”DNA 的命运。在过去的几十年里，越来越多的研究表明，转座子对真核生物基因及基因组进化起着重要的作用。首先，转座子与基因组大小的变异与进化有着密切的关系。在真核生物的基因组中，转座子占有很高的比例。例如，转座子占果蝇基因组的比例超过了 20%（Kaminker，2002；Kapitonov 和 Jurka，2003），在玉米基因组中约为 60%（Biémont 和 Vieira，2006）。同时，转座子的活动也会导致染色体重排、基因重复等，进而促进基因组结构的变异与新基因的产生（Hughes 和 Coffin，2001；Kazazian，2004）；其次，转座子插入到基因的上、下游区域和基因中，在表达水平上实现对基因的调控（Walser 等，2006；Naito 等，2009）；最后，一部分转座子在插入基因非编码区后，由于携带的潜在剪切位点使得宿主基因产生了新的剪切方式（Nekrutenko 和 Li，2001；Lipatov 等，2005）。在有花植物中，已见一些转座子插入宿主基因在基因组中的分布与保留式样的报道（Bureau 和 Wessler，1992；Casacuberta 等，1998；Park 等，2003；Xiao 等，2008；Xu 和 Ramakrishna，2008）。例如，在番茄（*Solanum lycopersicum*）中发现，与控制果实形状有关的基因（*sun*）中含有一个 LTR 反转座子（*Rider*），而在其近缘野生种（*S. lycopersicum*）中并不存在这个转座子（Xiao 等，2008）。最近，Xu 和 Ramakrishna（2008）也报道了 6 个反转座子在稻属部分物种中的插入多态性、保留式样与进化历史。然而，在物种的分化过程中，对转座子插入事件发生后在不同物种中的分布与保留式样，尤其是对植物宿主基因和基因组的功能与进化适应意义的认识目前尚为不足。

作为世界上最重要的粮食作物，水稻隶属于禾本科（Gramineae）之稻属（*Oryza*），目前认为属内有 20～25 个物种。根据细胞遗传学的研究，稻属可以分为 10 个不同的基因组（又称染色体组）类型，即 AA，BB，BBCC，CC，CCDD，EE，FF，GG，HHJJ 和 HHKK（Khush，1997）。稻属共有 2 个栽培种，即普通栽培稻（*O. sativa* L.）或称亚洲栽培稻和非洲栽培稻（*O. glaberrima* Steud.），都属于 AA-基因组物种。前者在全球各地广泛分布，而后者只限于西非一带。亚洲栽培稻包含两个亚种：籼稻（*O. sativa* ssp. *indica*）和粳稻（*O. sativa* ssp. *japonica*）（Oka，1988）。目前的研究认为，多年生的普通野生稻（*O. rufipogon*）和一年生的尼瓦拉野生稻（*O. nivara*）是亚洲栽培稻公认的祖先种（Khush，1997；Ge 等，1999；Nishikawa 等，2005），而分布于非洲的一年生的 *O. barthii* 则被认为是非洲栽培稻的野生祖先种（Ge 等，1999）。除了上述物种外，AA-基因组物种还包括分布于南美的多年生 *O. glumaepatula*，分布于非洲的多年生 *O. longistaminata* 和分布于澳洲北部的多年生 *O. meridionalis*。物种形成较近，基因组之间分化程度较低而向全球各个大洲辐射进化较快的 8 个物种共同组成了 AA-基因组分支。由于与栽培稻较近的亲缘关系，它们不仅作为野生稻新基因的重要来源倍受水稻育种家青睐，而且，无疑是稻属中开展进化与比较功能基因组学研究的理想模式。

水稻全基因组测序的完成（Goff 等，2002；Yu 等，2002），为我们提供了研究转座子对植物基因功能、表达与进化不可多得的理想模式。转座子在水稻基因组中大约占 35%，几乎包含了所有类型的转座子。其中，反转座子占 19.4%，DNA 转座子占 14.0%（Enome 和 Roject，2005）。迄今对稻属的系统发育与进化取得了较为全面的认识（Khush，1997；Ge 等，1999），为以稻属，特别是 AA-基因组物种为对象探讨在物种的分化过程中，转座子插入对植物宿主基因和基因组的功能与进化适应意义奠定了基础。本研究中，我们基于对水稻基因组中注释的转座子数据库的生物信息学分析，选择了 2 个新近发生在水稻基因组宿主基因的转座子插入事件，揭示了它们在稻属物种不同群体中的分布式样和插入宿主基因的

时间，初步探讨了它们在进化上的适应意义。

1　材料与方法

1.1　材料

本研究选用的材料包括稻属 9 个基因组类型的 16 个代表种，共 94 份材料。其中，40 份为栽培稻；54 份为野生稻（表 1）。种子均来自菲律宾马尼拉的国际水稻研究所。

1.2　生物信息学分析与转座子插入基因选择

通过 BLAST 搜索将水稻转座子数据库（TIGR_Oryza_Repeats. v3. 3：ftp://ftp. tigr. org/pub/data/TIGR_Plant_Repeats/）与水稻全基因组数据（the fifth release of *japonica*：ftp://ftp. tigr. org/pub/data/Eukaryotic_Projects/O_sativa/annotation_dbs/pseudomolecules/version_5. 0/all. chrs/）进行比对分析（序列相似性大于 85%，E-值小于 e^{-60}）。根据插入转座子的类型不同（反转座子，DNA 转座子），转座子插入片段长短（200 ~ 1 500 bp），以及宿主基因在植物发育及生理生化过程中功能的重要程度，分别选择一个含有反转座子插入的基因（*LOC_Os02g26349*）与一个含有 DNA 转座子插入的基因（*LOC_Os02g45130*）作为研究对象。候选基因与转座子详细信息见表 2。

1.3　PCR 引物设计与扩增

总 DNA 提取采用改良的 CTAB 法（Doyle 和 Doyle，1987）。PCR 反应采用 25 μL 的体系。包括 5 ~ 25 ng 模板 DNA，0.2 $\mu mol \cdot L^{-1}$ 正反向引物，200 $\mu mol \cdot L^{-1}$ dNTPs，10 $mmol \cdot L^{-1}$ Tris-HCl（Ph8.3），1.5 $mmol \cdot L^{-1}$ $MgCl_2$，以及 0.2 U 的 DNA 聚合酶（TaKaRa，日本）。所有反应均在 Thermorcycle T1（Biometra）型 PCR 仪上进行。反应程序为：97℃ 预变性 4 min；94℃ 变性 1 min；52℃ 退火 1 min；72℃ 延伸 1 min；32 个循环后 72℃ 延伸 10 min。PCR 产物经浓度为 1% 的琼脂糖凝胶电泳检测。对于每一个转座子，我们通过两个 PCR 反应对每一份材料进行验证。在基因 *LOC_Os02g26349* 中，两个 PCR 反应中的扩增引物都分别位于转座子片段和插入片段周围的基因区域中。如果两个反应同时获得预期长度的扩增产物，表明转座子插入该位点；如果两个反应都没有获得扩增产物，则表明转座子没有插入该位点。对于基因 *LOC_Os02g45130*，第一个 PCR 反应中的扩增引物分别位于转座子插入位点两端的基因区域中；第二个 PCR 反应中的扩增引物一条位于转座子区域中，另一条来自第一个 PCR 反应。如果两个反应都获得预期长度的扩增产物，则表明转座子插入该位点；如果第一个 PCR 反应获得的扩增产物长度为不含转座子插入片段的长度，同时第二个 PCR 反应没有获得扩增产物则说明转座子没有插入该位点（图 1）。

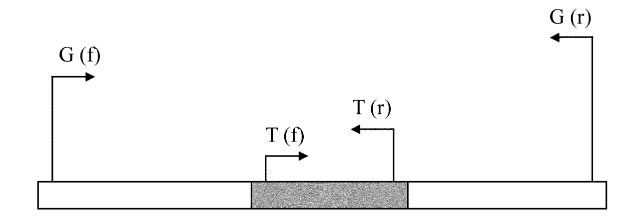


图 1　PCR 引物设计示意图

图中灰色方框表示插入的转座子片段，白色方框表示转座子插入位点两端基因区域。G（f）与 G（r）分别为位于转座子插入位点两端基因区域中的 PCR 扩增引物；T（f）与 T（r）为位于转座子区域中的 PCR 扩增引物

Fig. 1　Schematic of primer design

Gray box represents TE fragment insertion into a gene, while white boxes indicate flanking sequences of the TE insertion within the host gene. Primer pairs G（f）and G（r）were located in flanking sequences of the TE insertion, while primer pairs T（f）and T（r）were located in the inserted TE fragment

2　结果

2.1　转座子插入基因选择

在所选择的 2 个转座子插入基因中，基因 *LOC_Os02g26349* 中插入的转座子为 LTR-反转座子，插入基因 *LOC_Os02g45130* 的为 DNA 转座子。两个基因都被插入在内含子区域（表 2）。

2.2　转座子在稻属各个物种及亚种中的插入式样

PCR 扩增和琼脂糖电泳分析（图 2）发现，2 个转座子在稻属各个物种中的插入分布式样表现出明显不同（表 3）。对于基因 *LOC_Os02g26349*，转座子的插入存在于 AA-基因组的各个物种中，在 AA-基因组以外其它基因组类型的物种中没有分布；而对于基因 *LOC_Os02g45130*，插入的转座子则分布在除 *O. longistaminata* 和 *O. meridionalis* 以外的 AA-基因组诸物种中，在 AA-基因组以外的物种中也没有分布。此外，我们还发现，对两个基因而言，转座子插入事件发生在所有检测的不同生态地理来源的群体中。

3　讨论

3.1　转座子在稻属中的插入时间与分布式样

在本研究所选的 2 个转座子插入基因中，转座子在稻属各物种的插入式样表现出明显的不同。基因 *LOC_Os02g26349* 中，转座子存在于 AA-基因组的各个物种中，依此可以推断，基因 *LOC_Os02g26349* 中的转座子插入事件发生在 AA-

表 1　本研究所用的实验材料

Table 1　Plant materials used in this study

编号 No.	基因组类型 Genome Type	物种 Species	种质库登录号 Accession No.	来源地 Origins	编号 No.	基因组类型 Genome Type	物种 Species	种质库登录号 Accession No.	来源地 Origins
1	AA	*Oryza sativa* ssp. *indica*	2540	日本	48	AA	*O. rufipogon*	8839	印度
2	AA	*O. sativa* ssp. *indica*	5803	泰国	49	AA	*O. rufipogon*	12386	菲律宾
3	AA	*O. sativa* ssp. *indica*	6087	马达加斯加	50	AA	*O. rufipogon*	32399	泰国
4	AA	*O. sativa* ssp. *indica*	6590	孟加拉国	51	AA	*O. rufipogon*	80774	泰国
5	AA	*O. sativa* ssp. *indica*	7919	印度	52	AA	*O. rufipogon*	105214	越南
6	AA	*O. sativa* ssp. *indica*	8268	中国台湾	53	AA	*O. rufipogon*	105567	越南
7	AA	*O. sativa* ssp. *indica*	30416	菲律宾	54	AA	*O. nivara*	105726	印度
8	AA	*O. sativa* ssp. *indica*	46531	印度	55	AA	*O. nivara*	106508	缅甸
9	AA	*O. sativa* ssp. *indica*	33131	缅甸	56	AA	*O. nivara*	80433	孟加拉国
10	AA	*O. sativa* ssp. *indica*	105	中国台湾	57	AA	*O. nivara*	105481	尼泊尔
11	AA	*O. sativa* ssp. *indica*	9147	印度尼西亚	58	AA	*O. nivara*	106117	柬埔寨
12	AA	*O. sativa* ssp. *indica*	51400	中国	59	AA	*O. nivara*	105568	印度
13	AA	*O. sativa* ssp. *indica*	80824	中国	60	AA	*O. nivara*	81969	老挝
14	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	27630	尼泊尔	61	AA	*O. nivara*	104734	泰国
15	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	27716	泰国	62	AA	*O. glaberrima*	81993	冈比亚
16	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	8191	日本	63	AA	*O. glaberrima*	99562	象牙海岸
17	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	8194	中国	64	AA	*O. glaberrima*	106045	塞内加尔
18	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	8227	越南	65	AA	*O. glaberrima*	81941	马里
19	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	8264	中国	66	AA	*O. glaberrima*	102463	喀麦隆
20	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	33808	缅甸	67	AA	*O. barthii*	101958	塞内加尔
21	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	33888	缅甸	68	AA	*O. barthii*	106294	乍得
22	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	55530	韩国	69	AA	*O. barthii*	101248	塞拉利昂
23	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	58286	阿富汗	70	AA	*O. barthii*	101252	布基纳法索
24	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	24225	泰国	71	AA	*O. glumaepatula*	100969	苏里南
25	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	1715	美国	72	AA	*O. glumaepatula*	105662	巴西
26	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	3297	巴西	73	AA	*O. glumaepatula*	100184	古巴
27	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	3782	菲律宾	74	AA	*O. longistaminata*	105061	尼日利亚
28	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	6264	印度	75	AA	*O. longistaminata*	105119	埃塞俄比亚
29	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	25901	孟加拉国	76	AA	*O. longistaminata*	81967	博茨瓦纳
30	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	27869	巴基斯坦	77	AA	*O. longistaminata*	92661	喀麦隆
31	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	29119	孟加拉国	78	AA	*O. meridionalis*	104085	澳大利亚
32	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	43325	印度尼西亚	79	AA	*O. meridionalis*	105598	澳大利亚
33	AA	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	43372	印度尼西亚	80	AA	*O. meridionalis*	86541	澳大利亚
34	AA	*O. sativa* ssp. *aromatic*	10658	古巴	81	BB	*O. punctata*	104974	肯尼亚
35	AA	*O. sativa* ssp. *aromatic*	12883	伊朗	82	BB	*O. punctata*	106292	乍得
36	AA	*O. sativa* ssp. *aromatic*	38994	巴西	83	BB	*O. punctata*	100937	加纳
37	AA	*O. sativa* ssp. *aromatic*	53637	印度	84	BBCC	*O. minuta*	101089	菲律宾
38	AA	*O. sativa* ssp. *aus*	8839	孟加拉国	85	BBCC	*O. minuta*	104674	菲律宾
39	AA	*O. sativa* ssp. *aus*	12386	印度	86	CC	*O. officinalis*	100957	印度
40	AA	*O. sativa* ssp. *aus*	32399	不丹	87	CC	*O. officinalis*	80760	缅甸
41	AA	*O. rufipogon*	29119	菲律宾	88	CCDD	*O. alta*	101395	苏里南
42	AA	*O. rufipogon*	43325	斯里兰卡	89	CCDD	*O. alta*	105138	苏里南
43	AA	*O. rufipogon*	43372	印度尼西亚	90	CCDD	*O. alta*	105143	圭亚那
44	AA	*O. rufipogon*	10658	柬埔寨	91	EE	*O. australiensis*	100882	澳大利亚
45	AA	*O. rufipogon*	12883	缅甸	92	FF	*O. brachyantha*	100115	几内亚
46	AA	*O. rufipogon*	38994	印度	93	HHJJ	*O. longiglumis*	105147	印度尼西亚
47	AA	*O. rufipogon*	53637	印度	94	GG	*O. meyeriana*	104989	马来西亚

表 2 转座子插入基因，转座子插入片段大小与位置

Table 2 TE-associated genes, type of TEs, lengths of inserted fragments and location of insertions

基因编码 Gene accessions	基因信息 Description of genes	转座子 Transposable elements	转座子类型 Type of TEs	插入片段长度 Length of TE fragments	插入基因位置 Insertion locations in genes
LOC_Os02g26349	splicing factor, arginine/serine-rich 7	ORSiTERTOOT00296	osr4 retrotransposon	1 208 bp	intron
LOC_Os02g45130	protein kinase	ORSgTEMT01900052	MITE-adh, type H-like	335 bp	intron

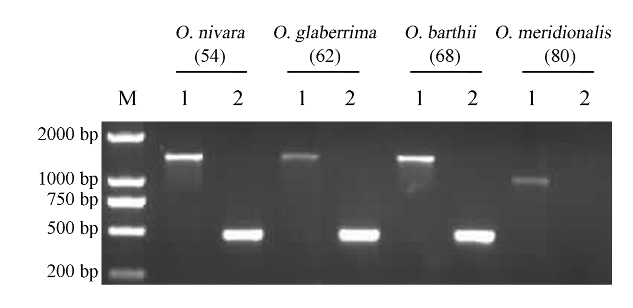


图 2 基因 *LOC_Os02g45130* 部分 PCR 产物电泳图谱

O. nivara（54）、*O. glaberrima*（62）和 *O. barthii*（68）中含有转座子插入片段，PCR 反应 1 获得的产物长度为 1 384 bp，PCR 反应 2 为 465 bp；*O. meridionalis*（80）中没有插入片段，PCR 反应 1 获得的产物长度为 1 049 bp，PCR 反应 2 没有获得扩增产物

Fig. 2 PCR products and electrophoresis to detect the presence or absence of TE insertions in the gene *LOC_Os02g45130*

The products of the first PCR and the second PCR were 1 384 and 465 bp, respectively, showing TE insertion events occurred in *O. nivara* (54), *O. glaberrima* (62) and *O. barthii* (68); product of the first PCR was 1 049 bp but no product was obtained for the second PCR, showing no TE insertion event occurred in *O. meridionalis* (80)

基因组现代所有物种的祖先种中，随着 AA-基因组这一分支的分化与物种形成而存在于各个种中（图 3）。对于基因 *LOC_Os02g45130*，转座子的插入事件发生在除 *O. longistaminata* 和 *O. meridionalis* 以外的 AA-基因组物种中（图 3）。由于 *O. meridionalis* 是 AA-基因组分支的基部类群（高立志等，未发表结果），这一结果说明转座子的插入事件发生在 *O. longistaminata* 和 *O. meridionalis* 分化后，从而支持迄今对于 AA-基因组种间进化关系的认识，即分布在非洲的 3 个物种中，*O. barthii* 是非洲栽培稻 *O. glaberrima* 的野生祖先种，它们与 *O. longistaminata* 亲缘关系较远（Khush，1997）。

3.2 转座子在宿主基因中的保留及其对宿主基因的适应意义

转座子是大多数真核生物基因组中重要的组成部分，对于基因组的进化起着重要的作用。转座子在基因组的分布式样反映了插入事件与阻碍其在基因组中无限扩增的选择作用之间的相互平衡（Bartolome 等，2002；Dolgin 和 Charlesworth，2008）。大多数转座子对宿主基因都是有害的，它们会通过异位重组导致有害的染色体重排（Kaplan 和 Brookfield，1983；Montgomery 等，1991；Charlesworth 和 Charlesworth，2009；Montgomery 等，2009）。特别地，当其插入基因或邻近区域时会导致基因功能丧失，表达水平改变。

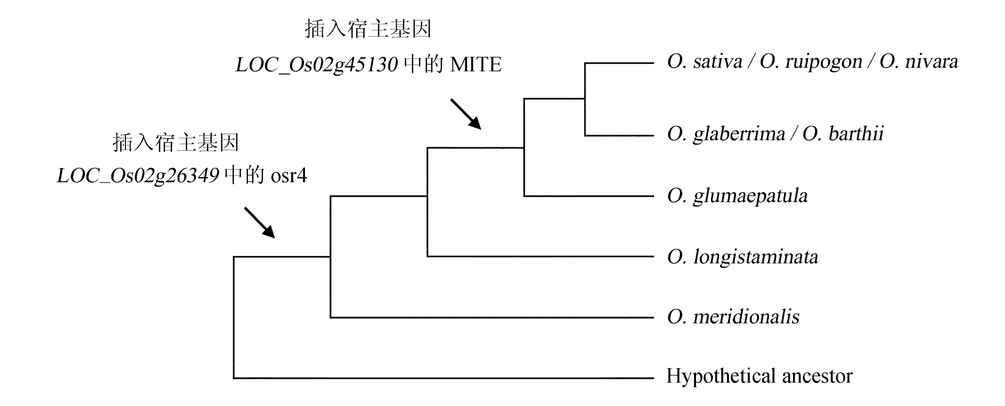


图 3 在稻属 AA-基因组物种中转座子插入事件发生示意图

Fig. 3 Schematic of TE insertion events occurred in the phylogeny of AA-genome species of *Oryza*

表 3 转座子在稻属物种群体中的插入统计

Table 3 Summary of TE insertions in different populations of *Oryza* species

编号 No.	物种 Species	基因 Genes		编号 No.	物种 Species	基因 Genes	
		LOC_Os02 g26349	*LOC_Os02 g45130*			*LOC_Os02 g26349*	*LOC_Os02 g45130*
1	*O. sativa* ssp. *indica*	+	+	48	*O. rufipogon*	+	+
2	*O. sativa* ssp. *indica*	+	+	49	*O. rufipogon*	+	+
3	*O. sativa* ssp. *indica*	+	+	50	*O. rufipogon*	+	+
4	*O. sativa* ssp. *indica*	+	+	51	*O. rufipogon*	+	+
5	*O. sativa* ssp. *indica*	+	+	52	*O. rufipogon*	+	+
6	*O. sativa* ssp. *indica*	+	+	53	*O. rufipogon*	+	+
7	*O. sativa* ssp. *indica*	+	+	54	*O. nivara*	+	+
8	*O. sativa* ssp. *indica*	+	+	55	*O. nivara*	+	+
9	*O. sativa* ssp. *indica*	+	+	56	*O. nivara*	+	+
10	*O. sativa* ssp. *indica*	+	+	57	*O. nivara*	+	+
11	*O. sativa* ssp. *indica*	+	+	58	*O. nivara*	+	+
12	*O. sativa* ssp. *indica*	+	+	59	*O. nivara*	+	+
13	*O. sativa* ssp. *indica*	+	+	60	*O. nivara*	+	+
14	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	+	+	61	*O. nivara*	+	+
15	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	+	+	62	*O. glaberrima*	+	+
16	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	+	+	63	*O. glaberrima*	+	+
17	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	+	+	64	*O. glaberrima*	+	+
18	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	+	+	65	*O. glaberrima*	+	+
19	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	+	+	66	*O. glaberrima*	+	+
20	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	+	+	67	*O. barthii*	+	+
21	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	+	+	68	*O. barthii*	+	+
22	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	+	+	69	*O. barthii*	+	+
23	*O. sativa* ssp. *japonica* (temperate)	+	+	70	*O. barthii*	+	+
24	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	+	+	71	*O. glumaepatula*	+	+
25	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	+	+	72	*O. glumaepatula*	+	+
26	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	+	+	73	*O. glumaepatula*	+	+
27	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	+	+	74	*O. longistaminata*	+	−
28	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	+	+	75	*O. longistaminata*	+	−
29	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	+	+	76	*O. longistaminata*	+	−
30	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	+	+	77	*O. longistaminata*	+	−
31	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	+	+	78	*O. meridionalis*	+	−
32	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	+	+	79	*O. meridionalis*	+	−
33	*O. sativa* ssp. *japonica* (tropical)	+	+	80	*O. meridionalis*	+	−
34	*O. sativa* ssp. *aromatic*	+	+	81	*O. punctata*	−	−
35	*O. sativa* ssp. *aromatic*	+	+	82	*O. punctata*	−	−
36	*O. sativa* ssp. *aromatic*	+	+	83	*O. punctata*	−	−
37	*O. sativa* ssp. *aromatic*	+	+	84	*O. minuta*	−	−
38	*O. sativa* ssp. *aus*	+	+	85	*O. minuta*	−	−
39	*O. sativa* ssp. *aus*	+	+	86	*O. officinalis*	−	−
40	*O. sativa* ssp. *aus*	+	+	87	*O. officinalis*	−	−
41	*O. rufipogon*	+	+	88	*O. alta*	−	−
42	*O. rufipogon*	+	+	89	*O. alta*	−	−
43	*O. rufipogon*	+	+	90	*O. alta*	−	−
44	*O. rufipogon*	+	+	91	*O. australiensis*	−	−
45	*O. rufipogon*	+	+	92	*O. brachyantha*	−	−
46	*O. rufipogon*	+	+	93	*O. longiglumis*	−	−
47	*O. rufipogon*	+	+	94	*O. meyeriana*	−	−

Notes：+ 指含有转座子插入（with TE insertions）；− 指不含转座子插入（without TE insertions）

因此，转座子在群体中一般以低频率形式存在（Charlesworth 和 Langley，1989；Charlesworth 等，1994；González 等，2008）。我们的研究发现，转座子插入事件发生在检测到物种的所有不同生态地理来源的群体样品中，说明了它们在群体中可能已经固定下来。有两种情况可能导致其在祖先群体中固定下来从而高频率分布在随后分化出来的各个种的群体中：其一，转座子插入作为一种中性或轻微有害的突变位于基因组的低频率重组区，导致对于插入突变的负选择压力降低（Felsenstein，1974；Gordo 和 Charlesworth，2001），从而使转座子固定下来。目前在果蝇、玉米中都发现了这样的例子（Hey，1989；SanMiguel 等，1996）；其二，转座子在插入基因组初期，以中性或轻微有害的突变形式低频率存在于群体中，由于环境改变等历史事件的发生，使得这类含有插入突变的等位基因具有更强的适应性，在自然选择的作用下迅速在群体中固定下来（Hermisson 和 Pennings，2005；Przeworski 等，2005；Teshima 等，2006）。在果蝇中已发现报道了这类例子（Aminetzach 等，2005）。本研究所选择的有转座子插入的宿主基因在水稻中尚未进行功能验证，但是其在拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）中的同源基因已进行较为透彻的研究，它们在植物体发育及生理生化过程中具有重要作用。例如，*LOC_Os02g45130* 编码一个蛋白激酶，在拟南芥的同源基因（*AT1G49160*）为 WNK 蛋白激酶家族成员，与开花时间调控相关（Wang 等，2008）。

总之，转座子的插入作为影响基因表达水平与式样进而导致基因功能分化的重要方式，对宿主基因的适应意义正在被越来越多的研究工作所揭示（Nekrutenko 和 Li，2001；Lipatov 等，2005；Walser 等，2006；Xiao 等，2008；Naito 等，2009），本研究分析了候选转座子插入基因在稻属诸物种中的分布式样，为深入开展宿主基因的功能分析，揭示转座子插入对其表达水平或基因功能的影响，从而进一步探讨转座子插入对于水稻宿主基因适应性进化上的意义奠定了基础。

〔参　考　文　献〕

Aminetzach YT，Macpherson JM，Petrov DA，2005．Pesticide resistance via transposition-mediated adaptive gene truncation in *Drosophila*［J］．*Science*，**309**（5735）：764—767

Bartolome C，Maside X，Charlesworth B，2002．On the abundance and distribution of transposable elements in the genome of *Drosophila melanogaster*［J］．*Molecular Biology and Evolution*，**19**：926—937

Biémont C，Vieira C，2006．Genetics：junk DNA as an evolutionary force［J］．*Nature*，**443**：521—524

Bureau TE，Wessler SR，1992．Tourist：a large family of small inverted repeat elements frequently associated with maize genes［J］．*The Plant Cell*，**4**（10）：1283—1294

Casacuberta E，Puigdomènech JM，Monfort A，1998．Presence of miniature inverted-repeat transposable elements（MITEs）in the genome of *Arabidopsis thaliana*：characterisation of the Emigrant-family of elements［J］．*The Plant Journal*，**16**（1）：79—85

Charlesworth B，Charlesworth D，2009．The population dynamics of transposable elements［J］．*Genetics Research*，**42**（01）：1—27

Charlesworth B，Langley CH，1989．The population genetics of *Drosophila* transposable elements［J］．*Annual Review of Genetics*，**23**（1）：251—287

Charlesworth B，Sniegowski P，Stephan W，1994．The evolutionary dynamics of repetitive DNA in eukaryotes［J］．*Nature*，**371**：215—220

Dolgin ES，Charlesworth B，2008．The effects of recombination rate on the distribution and abundance of transposable elements［J］．*Genetics*，**178**（4）：2169—2177

Doyle JJ，Doyle JL，1987．A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue［J］．*Phytochemical Bulletin*，**19**：11—15

Enome I，Roject SEP，2005．The map-based sequence of the rice genome［J］．*Nature*，**436**：793—800

Felsenstein J，1974．The evolutionary advantage of recombination［J］．*Genetics*，**78**（2）：737—756

Ge S，Sang T，Lu BR *et al*.，1999．Phylogeny of rice genomes with emphasis on origins of allotetraploid species［J］．*Proceedings of the National Academy of Sciences*，**96**（25）：14400—14405

Goff SA，Ricke D，Lan TH *et al*.，2002．A draft sequence of the rice genome（*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*）［J］．*Science*，**296**（5565）：92—100

González J，Lenkov K，Lipatov M *et al*.，2008．High rate of recent transposable element-Induced adaptation in *Drosophila melanogaster*［J］．*PLoS Biology*，**6**（10）：2109—2129

Gordo I，Charlesworth B，2001．Genetic linkage and molecular evolution［J］．*Current Biology*，**11**（17）：R684—R686

Hermisson J，Pennings PS，2005．Soft sweeps：molecular population genetics of adaptation from standing genetic variation［J］．*Genetics*，**169**（4）：2335—2352

Hey J，1989．The transposable portion of the genome of *Drosophila algonquin* is very different from that in *D. melanogaster*［J］．*Molecular Biology and Evolution*，**6**（1）：66—79

Hughes JF, Coffin JM, 2001. Evidence for genomic rearrangements mediated by human endogenous retroviruses during primate evolution [J]. *Nature Genetics*, **29** (4): 487—489

Kaminker JS, Bergman CM, Kronmiller B *et al*., 2002. The transposable elements of the *Drosophila melanogaster* euchromatin: a genomics perspective [J]. *Genome Biology*, **3** (12): 1—84

Kapitonov VV, Jurka J, 2003. Molecular paleontology of transposable elements in the *Drosophila melanogaster* genome [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **100** (11): 6569—6574

Kaplan NL, Brookfield JFY, 1983. The effect on homozygosity of selective differences between sites of transposable elements [J]. *Theoretical Population Biology*, **23** (3): 273—280

Kazazian HH Jr, 2004. Mobile elements: drivers of genome evolution [J]. *Science*, **303** (5664): 1626—1632

Khush GS, 1997. Origin, dispersal, cultivation and variation of rice [J]. *Plant Molecular Biology*, **35** (1): 25—34

Kidwell MG, Lisch D, 1997. Transposable elements as sources of variation in animals and plants [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **94** (15): 7704—7711

Kidwell MG, Lisch DR, 2001. Perspective: transposable elements, parasitic DNA, and genome evolution [J]. *Evolution*, **55** (1): 1—24

Kumar A, Bennetzen JL, 1999. Plant retrotransposons [J]. *Annual Review of Genetics*, **33** (1): 479—532

Lipatov M, Lenkov K, Petrov D *et al*., 2005. Paucity of chimeric gene-transposable element transcripts in the *Drosophila melanogaster* genome [J]. *BMC Biology*, **3** (1): 24—36

Montgomery E, Charlesworth B, Langley CH *et al*., 2009. A test for the role of natural selection in the stabilization of transposable element copy number in a population of *Drosophila melanogaster* [J]. *Genetics Research*, **49** (01): 31—41

Montgomery EA, Huang SM, Langley CH *et al*., 1991. Chromosome rearrangement by ectopic recombination in *Drosophila melanogaster*: genome structure and evolution [J]. *Genetics*, **129** (4): 1085—1098

Naito K, Zhang F, Tsukiyama T *et al*., 2009. Unexpected consequences of a sudden and massive transposon amplification on rice gene expression [J]. *Nature*, **461**: 1130—1134

Nekrutenko A, Li WH, 2001. Transposable elements are found in a large number of human protein-coding genes [J]. *Trends Genet*, **17** (11): 619—621

Nishikawa T, Vaughan DA, Kadowaki K, 2005. Phylogenetic analysis of *Oryza* species, based on simple sequence repeats and their flanking nucleotide sequences from the mitochondrial and chloroplast genomes [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, **110** (4): 696—705

Oka HI, 1988. *Origin of Cultivated Rice* [M]. Tokyo: Japan Scientific Societies Press

Park KC, Kim NH, Cho YS *et al*., 2003. Genetic variations of AA genome *Oryza* species measured by MITE-AFLP [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, **107** (2): 203—209

Przeworski M, Coop G, Wall JD, 2005. The signature of positive selection on standing genetic variation [J]. *Evolution*, **59** (11): 2312—2323

SanMiguel P, Tikhonov A, Jin YK *et al*., 1996. Nested retrotransposons in the intergenic regions of the maize genome [J]. *Science*, **274** (5288): 765—768

Teshima KM, Coop G, Przeworski M, 2006. How reliable are empirical genomic scans for selective sweeps? [J]. *Genome Research*, **16** (6): 702—712

Walser JC, Chen B, Feder ME, 2006. Heat-shock promoters: targets for evolution by P transposable elements in *Drosophila* [J]. *PLoS Genet*, **2** (10): 1541—1555

Wang Y, Liu K, Liao H *et al*., 2008. The plant WNK gene family and regulation of flowering time in *Arabidopsis* [J]. *Plant Biology*, **10** (5): 548—562

Xiao H, Jiang N, Schaffner E *et al*., 2008. A retrotransposon-mediated gene duplication underlies morphological variation of tomato fruit [J]. *Science*, **319** (5869): 1527—1530

Xu Z, Ramakrishna W, 2008. Retrotransposon insertion polymorphisms in six rice genes and their evolutionary history [J]. *Gene*, **412** (1-2): 50—58

Yu J, Hu S, Wang J *et al*., 2002. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*) [J]. *Science*, **296** (5565): 79—92